

АДАПТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ *CARASSIUS AURATUS GIBELIO* В ПОНТО-КАСПИЙСКОМ РЕГИОНЕ (НА ПРИМЕРЕ АЗОВСКОГО БАССЕЙНА)

© 2011 Абраменко М.И.

Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону 344006, пр-т Чехова 41,
mabramenko@mail.ru

Поступила в редакцию 13.09.2010

В исторической ретроспективе с начала XX по начало XXI в. предпринята попытка вычленить основные адаптивные механизмы, определявшие распространение и динамику численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в Понто-Каспийском регионе на различных этапах функционирования пресноводных и прибрежных морских экосистем на примере Азовского бассейна (включая мероприятия по интродукции *C. a. gibelio* из бассейна р. Амур в природные водоемы региона, а также интенсивное развитие прудового рыбоводства с внедрением серебряного карася в качестве добавочного объекта аквакультуры). До середины XX в. *C. a. gibelio* являлся малочисленным компонентом пресноводных и лиманных ихтиоценозов Азовского бассейна, а его популяции были представлены гиногенетической формой. На современном этапе в связи с трансформацией генетической структуры и доминированием бисексуальной формы исчезла зависимость, регулировавшая размножение ранее преваляровавшей однополо-женской формы *C. a. gibelio* посредством прямой связи с численностью и сроками нереста самцов родственных видов карповых рыб. В период 1980–1998 гг. в Азовском бассейне наблюдалась вспышка численности серебряного карася и увеличение ареала за счет опресненных акваторий Таганрогского и Темрюкского заливов Азовского моря. Благодаря многократности нереста, широкому пищевому спектру и высокой резистентности к поллютантам, серебряный карась активно осваивает новые биотопы, освобождаемые ранее основными компонентами ихтиоценозов Азовского бассейна. В настоящий период серебряный карась по вылову прочно входит в первую тройку промысловых полупресноводных рыб российской части Азовского бассейна. В годы вспышки численности стада *C. a. gibelio*, обитающего в Темрюкском заливе, при благоприятной гидрологической обстановке совершают протяженные нерестовые миграции через Керченский пролив вдоль прибрежной черноморской зоны Таманского полуострова.

Ключевые слова: серебряный карась, ихтиоценоз, акклиматизация, рыбоводство, генетическая структура, динамика численности, популяция, ареал.

Введение

Для объяснения феномена наблюдающейся в настоящий период вспышки численности и увеличения ареала серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в Понто-Каспийском регионе [Абраменко, 2003] и Азовском бассейне, в частности, вряд

ли можно выдвинуть однозначное обоснование. Данное явление не может быть объяснено только нарушением соотношения хищник – жертва [Holčík, 1980], либо изменением экологических условий в связи с гидростроительством, общим изменением видового состава ихтиоценозов [Замбриборщ, Хаммуд,

1981], акклиматизационными работами [Карпевич, 1975; Подушка, 2004] или трансформацией генетической структуры популяций в части его ареала [Абраменко и др., 1997]. По всей видимости, этот многофакторный и многоуровневый процесс, развивавшийся задолго до проявления видимых последствий, является своеобразным комплексным индикатором, регистрирующим общую перестройку водных экосистем.

В настоящей работе в исторической ретроспективе с начала XX по начало XXI в. предпринята попытка вычлнить основные адаптивные механизмы, определявшие распространение и динамику численности серебряного карася в Понто-Каспийском регионе на различных этапах функционирования пресноводных и прибрежных морских экосистем на примере Азовского бассейна.

Исторический этап (1920–1950-е гг.)

По итогам – исследования исторического этапа можно выделить ряд закономерностей распространения и динамики численности серебряного карася в прибрежных экосистемах Азовского моря на примере функционирования кубанских лиманов [Абраменко, 2001]. Некоторые из них также будут рассмотрены на примере Веселовского водохранилища (р. Западный Маныч, юго-восточный приток Нижнего Дона). До зарегулирования в 1932 г. р. Западный Маныч, являющаяся остатком древнего пролива, соединявшего в плиоцене Каспийский и Эвксинский бассейны, на протяжении 500 км представляла собой 15 озеровидных мезогалинных лиманов (включая ультрагалинное озеро Гудило), соединенных узкими протоками [Книпович, 1927; Сыроватский, 1941].

1. До середины XX в. *Carassius auratus gibelio* был малочисленным компонентом лиманных и прибрежных ихтиоценозов Азовского моря, а

нативный ареал этого евроазиатского континентального подвида находился значительно восточнее: бассейны рек Амур, Колыма, о. Сахалин, Корея [Берг, 1916, 1932].

Уже в начале XX в. серебряный (продолговатый) карась был внесен проф. Н.М. Книповичем [1923] в «Определитель рыб Черного и Азовского морей». В тот период еще не было таксономического деления представи-телей рода *Carassius* на два вида, и в целом они обозначались автором как *Carassius carassius* (L.) = *C. vulgaris* Nilsson. В то же время в определителе уже была дана морфологическая идентификация серебряного карася, и он обозначался как *C. carassius morpha gibelio* (Bloch) по Л.С. Бергу [1916]. Серебряный карась вместе с золотым (круглым) карасем *C. carassius typicus* отмечался в Азовском море (Таганрогский порт), некоторых лиманах Кубани, а также в реках и озерах бассейнов Черного и Азовского морей. Было замечено, что серебряный карась чаще золотого встречается в проточной воде. Из открытых лиманов Черного моря караси очень редко отмечались в восточной части Днепровского лимана у таврического берега. Четкое указание на присутствие *Carassius auratus gibelio* в Центральных кубанских лиманах относится к 1933 г. [Троицкий, 1941а], когда он уже был описан как самостоятельный вид [Берг, 1932]. Серебряный карась также являлся малочисленным компонентом ихтиоценоза р. Западный Маныч [Книпович, 1927] и возведенного Веселовского водохранилища [Сыроватский, 1941; Круглова, 1962].

Первые значимые сведения о численности представителей рода *Carassius* в Азово-Кубанском бассейне относятся к 1913 г. [Аверкиев, 1941]. Уловы карася (без видовой идентификации) составили 4.8% от общего объема вылова 20 видов полупроходных и туводных рыб. Следует отметить, что на историческом

этапе золотой карась *Carassius carassius* был гораздо более распространен и многочислен в Азовском бассейне, чем *Carassius auratus gibelio* [Недошивин, 1929]. По данным исследований, проведенных в дельте Кубани в 1924–1929 гг. основные места обитания карасей прочно связывались с лиманами, преимущественно Центральной группы. Общий среднегодовой улов в дельте Кубани в 1927–1929 гг. составил 29289.4 т, из которого 95.2% относилось на рыб,

связанных исключительно с лиманами [Александров и др., 1930]. В свою очередь, всего 239 т от улова распределялись на окуня *Perca fluviatilis*, карася (без видовой идентификации), линя *Tinca tinca* и щуку *Esox lucius*. Распространение *Carassius auratus gibelio* в прибрежных экосистемах восточной части Азовского моря на историческом этапе представлено на рис. 1 а.



а



б

Рис. 1. Распространение *Carassius auratus gibelio* в прибрежных экосистемах восточной части Азовского моря: а – исторический этап; б – современный этап.

* Косая штриховка – зоны обитания *C. a. gibelio*; ** стрелками указаны направления нерестовых миграций.

2. При ограничивающем воздействии солености моря на распространение *C. a. gibelio* и множественной видовой структуре лиманных ихтиоценозов, регулирующей его численность, данный подвид занимал довольно узкую нишу в экосистеме.

Основным абиотическим фактором, лимитировавшим распространение серебряного карася в лиманах на историческом этапе, являлось естественное периодическое изменение солености Азовского моря [Книпович, 1926, 1927]. Повышение солености приводило к вымиранию пресноводной ихтиофауны либо значительно сокращало ее численность и распространение, (в том числе и *C. a. gibelio*). Изменение гидролого-гидрохимического режима в лиманах уже в начале XX в. все сильнее становилось зависимым от антропогенного влияния [Александров и др., 1930].

Помимо присутствия в кубанских лиманах рыб массовых видов: сазана *Cyprinus carpio*, судака *Sander lucioperca*, тарани *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama* и других общее число видов рыб, постоянно населяющих эти водоемы достигало 40, а вместе с эпизодически присутствующими в лиманах – 60 [Троицкий, 1958]. Только карповых рыб, имеющих сходный с карасями пищевой спектр, насчитывалось до 15 видов. Также многочисленными в то время были и постоянно населяющие водоемы хищники – сом *Silurus glanis*, щука и окунь. Таким образом, в данный период в экосистемах лиманов плотность популяций различных видов рыб и пищевая конкуренция были настолько высокими, а потоки трансформации энергии – разветвленными, что серебряному карасю, несмотря на его широкий пищевой спектр и морфологическую пластичность [Дмитриева, 1957; Астанин, Подгорный, 1963], приходилось довольствоваться весьма узким звеном в трофических цепях. Что и определяло его невысокую численность.

3. Популяции *Carassius auratus gibelio* Азовского бассейна были представлены абсолютно доминировавшей (98–99.8%) однополуженской гиногенетической формой [Головинская, Ромашов, 1947; Суховерхов, 1950; Богорад, 1952; Иванова, 1953]. Изложенные в пункте 2 факторы обуславливали превалирование гиногенетического способа размножения серебряного карася в лиманных экосистемах на историческом этапе. Поскольку существование подвида, представленного однополуженской формой, требует значительно меньших биоэнергетических затрат без «содержания» конспецифичных самцов [Fisher, 1930; Мэйнард Смит, 1981]. С другой стороны, для гиногенетического размножения *C. a. gibelio* в достаточных количествах имелись самцы родственных видов карповых рыб – доноры спермы: сазан, золотой карась, лещ, линь, тарань и другие. Цитологические механизмы естественного гиногенеза [Черфас, 1987] устраняли возможность изменения собственного генотипа *C. a. gibelio*.

При этом серебряный карась был зависим в размножении от родственных видов карповых рыб. При естественных колебаниях гидролого-гидрохимических и температурных режимов сроки нереста основного полового партнера сазана *Cyprinus carpio* и *C. a. gibelio* часто не совпадали. По этой причине самые большие первая и вторая порции выметанной серебряным карасем икры часто оставались неоплодотворенными. И только третья нерестовая порция обычно успешно оплодотворялась самцами сазана [Иванова, 1953; Щетинина, 1956]. При достижении критического уровня солености воды в нерестовые периоды (6.75‰) самцы *Cyprinus carpio* и других карповых рыб не продуцировали текучую сперму. В результате чего наблюдалось отсутствие размножения и скачкообразное падение численности *C. a. gibelio* [Сыроватский, 1941, 1955]. То есть, гиногенетическое размножение также является

эффективным инструментом саморегуляции численности данного подвида с очень высоким репродуктивным потенциалом [Fan, Shen, 1990; Абраменко, 2009]. Таким образом, в период доминирования в Азовском бассейне гиногенетической формы серебряного карася его численность регулировалась посредством прямой связи с численностью других видов карповых рыб [Абраменко, 2001].

Можно заключить, что гиногенетический способ размножения *C. a. gibelio* являлся сутью стратегии естественного внедрения (инвазии) этого подвида в новые ихтиоценозы. Наблюдаемая в кубанских лиманах картина соответствовала общей схеме распространения *C. a. gibelio* с востока на запад Евразийского континента на историческом этапе: в бассейне р. Амур преобладали бисексуальные популяции, в Понто-Каспийском регионе – гиногенетические [Ромашов, Головинская, 1960; Абраменко, 2001]. Первопричиной распространения однополо-женской формы *C. a. gibelio* на запад от нативного ареала, по нашему мнению, являлся «уход» от репродуктивной зависимости от бисексуальной родительской формы [McKay, 1971; Накоуама, Iguchi, 2002; Абраменко, 2005б, 2007] и сопряженной с ней внутривидовой пищевой конкуренции. В этой связи у однополо-женской формы *C. a. gibelio* возникла адаптивная способность к гиногенетическому размножению со многими родственными видами карповых рыб, что позволяет этому подвиду расширять свой ареал как на историческом, так и современном этапах. Способность *C. a. gibelio* к многовидовому гиногенезу [Fan et al., 2001] принципиально отличает его от других изученных однополо-двуполых комплексов рыб [Васильев, 1985], где гиногенетические и гибридогенные формы географически «привязаны» к ареалу родительских видов.

4. При чередовании неблагоприятных и благоприятных условий водной

среды *C. a. gibelio* первым из лиманных рыб восстанавливал и активно наращивал свою численность, становясь на определенный период основным компонентом ихтиоценоза. Этому способствовало двукратное преимущество по самкам у гиногенетической формы, многопорционность нереста, широкий диапазон пищевого спектра и повышенная резистентность к газовому режиму [Абраменко, 2001].

5. При дальнейшем стабильном функционировании гидрологического и гидрохимического режимов лиманных экосистем и восстановлении видового разнообразия ихтиофауны серебряный карась постепенно занимал определенную нишу.

Так, к 1935 г., в результате обвалования низовьев р. Кубань протоки, соединяющие лиманы Центральной группы с Азовским морем, функционировали крайне слабо. Среднегодовая соленость в лиманах в этот период составляла 12,1–17,7‰, а видовой состав растительных и животных сообществ имел практически морской характер. Курчанский лиман, частично сохранивший связь с Кубанью, был наименее осолонен, и в нем еще наблюдался нерест полупроходных азовских рыб и представителей местной пресноводной ихтиофауны.

В период опреснения Центральных лиманов к 1939 г. среднегодовые показатели солености колебались в пределах 1,07–2,22‰. Увеличилась общая площадь лиманов, начали функционировать дельтовые рукава. Произошли изменения видового состава флоры, бентоса и планктона опресняемых лиманов. Резко увеличилось число видов рыб, населявших лиманы Центральной группы: с 20 и 27 видов по Жестерской и Черноерковской системам в 1935 г. до 40 и 36 видов к 1939 г., соответственно. Увеличение видового состава, главным образом, шло за счет туводных рыб: линия, золотого карася *C. carassius*, серебряного карася *C. a. gibelio*, сома,

густеры *Abramis bjoerkna* и других [Троицкий, 1941б].

В связи с опреснением Центральных кубанских лиманов в период 1938–1941 гг. наблюдался «взрыв» численности *S. a. gibelio*, а его промысловый вылов с одной и той же площади увеличился с 87 до 2984 ц. Одновременно наблюдалось общее повышение численности *S. a. gibelio* в Ахтарско-Гривенских и Талгирских лиманах [Троицкий, 1941б]. По другим источникам [Аверкиев, 1941], в 1937–1938 гг. увеличение промыслового вылова серебряного карася наблюдалось по всему Азово-Кубанскому бассейну. После резкого увеличения численности сразу начала проявляться активная миграционная способность *S. a. gibelio* с выходом в опресненную прибрежную часть Азовского моря (рис. 1 а). Анализ 1500 экземпляров этого подвида выявил наличие только трех самцов (0.2%) [Троицкий, 1980]. Одновременно наблюдались миграции *S. a. gibelio* вверх по течению Кубани, где к концу 1940-х гг. серебряный карась образовал новые множественные локальные популяции [Троицкий, 1948].

После 1945 г. серебряный карась потерял свое промысловое значение в Азово-Кубанском бассейне [Троицкий, 1980]. Соотношение самок и самцов в различных популяциях подвида бассейна Кубани в конце 1940-х гг. колебалось от 99 : 1 до 299 : 1 [Суховерхов, 1960]. Это означало, что *S. a. gibelio*, представленный гиногенетической формой, постепенно занял определенную трофическую нишу в Азово-Кубанской водной экосистеме.

При хроническом недостатке самцов видов-«доноров» в периоды резких колебаний параметров водной среды в однополо-женских популяциях *S. a. gibelio* уже на историческом этапе наблюдались изменения половой (и генетической) структуры с появлением конспецифичных самцов. Так, после взрыва плотин Веселовского водохранилища в 1942 г. на его месте образовались полуизолированные

мелководные водоемы, которые быстро осолонялись (до 13.3‰) и зарастали. После обильного паводка весной 1947 г. и опреснения водохранилища (не более 3‰) пережившие зимний замор сазан и серебряный карась дали массовые потомства. При проведении контрольных обловов в 1948 г. численность гиногенетического потомства серебряного карася в 4 раза превосходила поголовье двухлетков сазана [Сыроватский, 1951]. В 1944–1945 гг. доля самцов *S. a. gibelio* из популяции Веселовского водохранилища составляла 0.2% от общей численности обследованных выборок, а в 1948 г. – 7.8% [Суховерхов, 1950], то есть, в 39 раз больше. Ихтиофауна водоема к 1948 г. сократилась до 15 видов по сравнению с 22 в довоенный период 1933–1939 гг. [Сыроватский, 1941].

В 1948–1952 гг. в период наполнения водохранилища пресной водой из Кубани через Невинномысский канал, развития кормовой базы и целенаправленного изменения ихтиофауны: отлова сильно размножившегося серебряного карася, завоза молоди и производителей сазана, леща и судака [Сыроватский, 1951] частота встречаемости самцов *S. a. gibelio* «держалась» на уровне 6.2% [Иванова, 1955]. В 1954 г. доля самцов серебряного карася упала практически до нуля [Щетинина, 1956], а к 1956 г. общая встречаемость этого подвида на нерестилищах составляла не более 3% в контрольных уловах. В 1957–1958 гг. встречаемость *S. a. gibelio* на нерестилищах уже отмечалась единичными экземплярами [Круглова, 1962]. Описанные изменения относятся к периоду, когда Веселовское водохранилище стало временно функционировать как стабильная экосистема. А ихтиофауна достигла наибольшего разнообразия – 38 видов, из которых 32 относились к обитавшим в низовье Западного Маныча до образования искусственного водоема [Круглова, 1962].

Представленные данные очень важны для оценки изменений, произошедших с ареалом, динамикой численности и генетической структурой популяций *Carassius auratus gibelio* в Азовском бассейне в последующие десятилетия. Поскольку при естественных колебаниях режима водной среды и еще незначительном антропогенном воздействии на историческом этапе все основные абиотические и биотические закономерности прослеживаются в «чистом виде».

Современный этап (1960–2010 гг.)

В период с конца 1930-х до конца 1950-х гг. интенсивно проводились мероприятия по акклиматизации некоторых дальневосточных видов рыб в западные регионы СССР. Среди первых акклиматизантов был и амурский серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, представленный как однополо-женской, так и бисексуальной геноформами [Ромашов, Головинская, 1960]. В дальнейшем естественная исторически сложившаяся популяционная структура и ареал однополо-двуполого комплекса *C. a. gibelio* в пределах бывшего СССР стали резко меняться в связи с производственной деятельностью человека [Абраменко и др., 1997].

В научной литературе [Бурмакин, 1963] имеются четкие статистические данные о том, что в Европейской части СССР серебряным карасем в 1951–1957 гг. зарыблялись только природные водоемы Белоруссии, относящиеся к Балтийскому либо Черноморскому бассейнам. А также некоторые водоемы Центрального Нечерноземья, относящиеся к Каспийскому бассейну. Наличие биологического эффекта после интродукции *C. a. gibelio* было установлено лишь для белорусского оз. Червоное (бассейн р. Припять – приток Днепра) [Бурмакин, 1963]. Никаких сведений об интродукции

серебряного карася в природные водоемы Азовского бассейна нами не найдено. В этой связи считаем, что до начала 1960-х гг. распространение, численность и генетическая структура природных популяций *C. a. gibelio* в Азовском бассейне обуславливалась их естественно-историческим фоном.

Другим мощным фактором искусственного расселения *C. a. gibelio* явилось масштабное строительство прудовых товарных рыбных хозяйств (и водохранилищ) в европейской части СССР, начиная с 1950-х гг. Учитывая относительно высокий темп роста и устойчивость к абиотическим факторам среды серебряного карася, ВНИИ прудового рыбного хозяйства рекомендовал его к широкому внедрению в прудовое рыбоводство в качестве добавочного объекта аквакультуры. Тогда считалось, что *C. a. gibelio*, являясь только планктонофагом, не будет составлять пищевой конкуренции основному объекту – карпу *Cyprinus carpio* [Суховерхов, 1951а, 1951б, 1960]. Были созданы специальные прудовые хозяйства (в частности Саввинский рыбопитомник в Московской области) для распространения серебряного карася по рыбоводным хозяйствам и водохранилищам СССР.

В качестве примера могут служить хорошо изученные белорусские прудовые популяции *C. a. gibelio*. В 1949 г. 702 особи диких производителей *C. a. gibelio*, отловленных в озерах бассейна р. Амур (возле г. Хабаровска) и относящихся к диплоидной бисексуальной и триплоидной гиногенетической формам [Головинская и др., 1965; Черфас, 1966], были распределены между прудовыми хозяйствами Северной Белоруссии. В том же году 613 особей серебряного карася из Саввинского рыбопитомника, представленных гиногенетической формой [Головинская, 1954], были доставлены в прудовые хозяйства Южной Белоруссии, где ранее

C. a. gibelio не отмечался [Домбровский, 1963, 1964а].

Наличие конспецифичных самцов обусловило резкую вспышку численности серебряного карася, становящегося половозрелым в прудах в двухлетнем возрасте (1+) и нерестящегося 2–3 раза за вегетационный период [Ляхнович, 1963]. Совместное товарное выращивание карпа *Cyprinus carpio* и *C. a. gibelio* имело двухгодичный цикл. Посаженные из зимовальных в нагульные пруды годовики серебряного карася давали потомство и сеголетки (0+) этого подвида выращивались вместе с двухлетками карпа и серебряного карася. Осенью при спуске прудов молодь серебряного карася отсаживалась в зимовальные пруды. При этом примерно половина выращенных сеголеток *C. a. gibelio* попадала в естественные водоемы, а значительная доля, зарываясь в ил, оставалась зимовать [Домбровский, 1963].

Проведенные исследования показали напряженные конкурентные пищевые отношения между *Cyprinus carpio* и *C. a. gibelio*, так как спектры питания этих рыб совпадали в пределах 69.7–74.9%. В прудах со значительной биомассой зоопланктона и зообентоса пищевая конкуренция, в основном, проявлялась в потреблении зообентоса. В малокормных прудах серебряный карась конкурировал с карпом и в потреблении зоопланктона. А искусственные корма в пищевом рационе двухлеток карпа и серебряного карася имели одинаковый удельный вес, что делало использование *C. a. gibelio* в аквакультуре экономически невыгодным [Домбровский, 1963, 1964б].

Проф. В.К. Домбровский [1964а] отмечает изменение половой структуры во всех возрастных группах с появлением конспецифичных самцов (10.6–20.0%) в прудовых популяциях *C. a. gibelio* Южной Белоруссии в 1960–1961 гг., исходно представленных только гиногенетической формой. При ранее проведенных в 1958 г.

исследованиях тех же популяций самцы серебряного карася обнаружены не были. И этот процесс не был связан со смешением материала из прудовых хозяйств Северной Белоруссии, где в тот же период встречаемость самцов *C. a. gibelio* составляла 30–33% в обследованных выборках, как в исходном амурском маточном стаде [Домбровский, 1964а]. Основной причиной трансформации генетической структуры ранее однополо-женских прудовых популяций *C. a. gibelio* при неуклонно возрастающей численности этого подвида, по нашему мнению, явилась острая нехватка самцов видов-«доноров» при гиногенетическом способе размножения (поскольку выращиваемые товарные карпы находились в неполовозрелом состоянии).

Аналогичные процессы наблюдались в Усть-Куринском прудовом нерестово-выростном хозяйстве (дельта р. Кура) [Багирова и др., 1990]. Ранее в ихтиофауне Азербайджана *Carassius auratus gibelio* отсутствовал [Державин, 1949; Абдурахманов, 1962]. В водоемы бассейна Куры молодь серебряного карася вместе с молодью карпа была завезена в 1978 г. из узбекского Катта-Курганского водохранилища (р. Зеравшан), где самцы *C. a. gibelio* составляли не более 3% [Нуриев, 1985]. В свою очередь, основателями Катта-Курганской популяции серебряного карася были всего 30 особей, завезенных в 1951 г. из Саввинского рыбопитомника [Степанова, 1955] и представленных гиногенетической формой. Посредством миграций серебряный карась в массовом количестве появился в самой Куре и многих внутренних водоемах. При этом были сформированы локальные популяции с различным соотношением полов. Так, при обследовании в 1983–1984 гг. Усть-Куринской прудовой популяции численность самцов *C. a. gibelio* уже составляла 23%, поскольку ограниченное количество отлавливаемых из реки производителей сазана *Cyprinus carpio* определялось объемами

выпускаемой в естественные водоемы молоди этого вида. Напротив, в 1986–1987 гг. в популяции *C. a. gibelio* из Шамхорского водохранилища (р. Кура) доля самцов осталась на прежнем уровне – 2.7%. В этом новом (с 1982 г.) искусственном водоеме с богатой кормовой базой многочисленный сазан являлся основным половым партнером для размножения гиногенетической формы *C. a. gibelio*. А общий состав ихтиофауны был равен 20 видам [Багирова и др., 1990].

Вместе с посадочным материалом карпа и посредством миграций по притокам Куры *C. a. gibelio* попал в прудовые хозяйства, водохранилища и природные водоемы Армении и Грузии [Абраменко, 2003], где ранее этот подвид также отсутствовал [Барач, 1940; Дадикян, 1986; Эланидзе, 1983]. В экологически различных водоемах Армении (в том числе, озере Севан) серебряный карась образовал множественные локальные популяции с резко отличающейся половой структурой [Пипоян, Рухкян, 1998]. Вследствие высокой миграционной активности серебряный карась также образовал локальные популяции с различным соотношением полов в эстуарных и прибрежных экосистемах Каспийского моря на акваториях Дагестана (Кизлярский залив), Ирана (заболоченные зоны) и Туркмении (устье р. Атрек) [Абраменко, 2003].

На основе представленных данных по изменению полового состава акклиматизированного *C. a. gibelio* можно заключить, что генетическая структура этого подвида в новых условиях обитания является саморегулируемой системой, определяющей оптимальное соотношение полов в определенном промежутке времени в соответствии с абиотическими и биотическими факторами среды.

Азовский бассейн

В реках северо-западного и северного побережья Азовского моря

(Украина) до середины XX в. серебряный карась *C. a. gibelio* не отмечался [Белінг, Гіммельрейх, 1940; Маркевич, Короткий, 1954]. В связи с интенсивным развитием прудового рыбоводства послевоенной Украины в 1950–1960-х гг. и использованием серебряного карася в качестве добавочного объекта аквакультуры этот подвид уже в конце 1950-х гг. образовал многочисленные локальные популяции в ряде рек этой части Азовского моря: Большой и Малый Утлюк, Молочная, Лозоватка, Обиточная, Берда [Мельников, Чаплина, 1961; Лошаков, 1963]. В текущий период *Carassius auratus gibelio* встречается на всех прибрежных участках северной и северо-западной частей Азовского моря, в протоке Молочного лимана, во всех акваториях Утлюковского лимана, а также в опресненных (4–9‰) участках Сиваша [Дерипаско и др., 2001; Митяй и др., 2001; Демченко, 2005; Болтачев, Данилюк, 2006].

Масштабное строительство прудовых хозяйств в Ростовской области, Краснодарском и Ставропольском краях проходило в 1960–1970-х гг. А пик развития прудового рыбоводства наблюдался с середины 1970-х до начала 1990-х гг. В прудовые хозяйства восточной части Азовского бассейна *C. a. gibelio*, скорее всего, попал вместе с посадочным материалом карпа, а также других акклиматизируемых видов рыб р. Амур: белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, пестрого толстолобика *Hypophthalmichthys nobilis* и белого амура *Stenopharyngodon idella* [Абраменко и др., 1997].

Как известно, во время резких изменений среды численность однополых популяций вследствие клонального способа размножения и отсутствия генетической изменчивости быстро падает по сравнению с бисексуальными, способными к рекомбинации и созданию более подходящих к новым условиям вариациям генотипа [Cuellar, 1977; Абраменко и др., 1997]. Не менее

важным фактором, влияющим на динамику численности гиногенетических популяций *C. a. gibelio*, является общее сокращение видового состава и численности других карповых рыб в качестве половых партнеров. На основе цитологических, генетических (постановка скрещиваний) и молекулярно-биологических исследований было доказано, что самки триплоидной формы ($3n = 150$) *Carassius auratus* могут одновременно размножаться амейотическим гиногенетическим и мейотическим (с рекомбинацией хромосом и редукционными делениями) типами [Fan, Shen, 1990; Feng Zhang et al., 1992; Zhou et al., 2000]. Такой нечетно-полиплоидный организм может иметь набор половых хромосом XXX или XXУ. Во второй комбинации мужская Y-хромосома находится в репрессивном состоянии и при гиногенезе фенотипически не проявляется [Абраменко, 2003]. По нашим данным [Абраменко и др., 1997], ранее доминировавшие в Азовском бассейне гиногенетические популяции *C. a. gibelio* были представлены триплоидной формой.

Пусковым механизмом трансформации половой структуры природных популяций серебряного карася явилось антропогенное изменение естественных ритмов функционирования водных экосистем Азовского бассейна, резко усилившееся с середины XX в. Основная причина экологических и биоресурсных изменений, по мнению ряда авторов [Бессонов и др., 1991; Макаров, Семенов, 1996], связана со строительством Цимлянского (1952 г.) и Краснодарского (1975 г.) водохранилищ, что привело к коренной трансформации гидролого-гидрохимического режима. Резкое увеличение численности серебряного карася в дельте Дона [Абраменко и др., 1997], являющейся основным участком седиментации поллютантов, по времени совпало с критическим уменьшением промысловых запасов и отсутствием нереста у ряда ценных полупроходных

карповых рыб в начале 1980-х гг. [Макаров и др., 1988].

Эти процессы обусловили «переключение» амейотического гиногенетического типа размножения у самок триплоидной формы *C. a. gibelio* на мейотический бисексуальный [Абраменко, 1994]. Результатом эколого-цитогенетических изменений [Абраменко и др., 1998а, 2004б; Кравченко, 2000; Абраменко, 2005а] явилась общая трансформация генетической структуры генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна с наблюдаемым в 1989–2002 гг. доминированием диплоидной ($2n = 100$) бисексуальной формы [Абраменко, 2003, 2008].

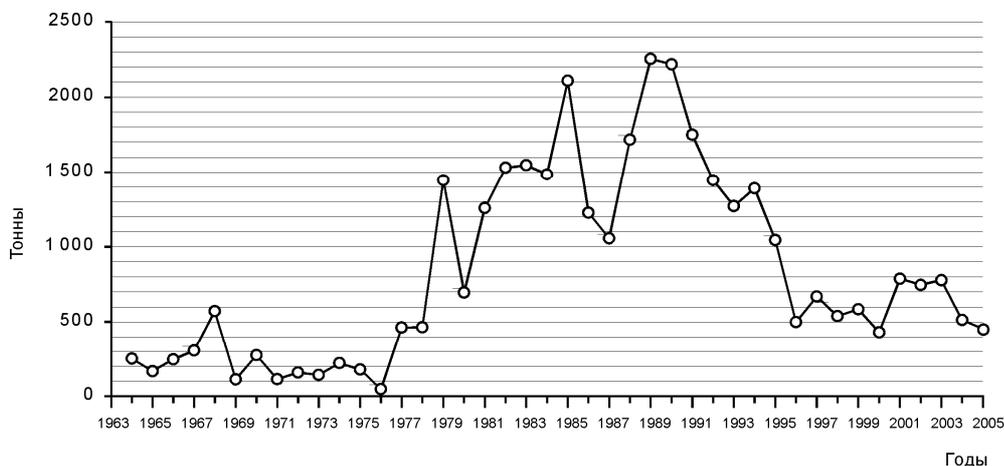
С появлением в азовских популяциях *C. a. gibelio* большого количества (в среднем 30.8%) конспецифичных самцов, созревающих в естественные для подвида сроки, исчезла зависимость, регулировавшая на историческом этапе размножение ранее доминировавшей одноположенной формы посредством прямой связи с численностью и сроками нереста самцов многочисленных видов карповых рыб. По нашему мнению, этот фактор явился ключевым для дальнейшего распространения в Азовском бассейне подвида с очень высоким репродуктивным потенциалом и адаптивной пластичностью. (Мы выпустили джина из экосистемного кувшина.)

Превалирование диплоидной формы *C. a. gibelio* с более сложным поведением при мейотическом способе размножения [Очинская, Астаурова, 1974; Абраменко, 2005б] обусловило появление ранее не отмечавшихся протяженных речных нерестовых, а также нагульных миграций подвида в Таганрогском заливе. С образованием новых локальных речных, дельтовых и эстуарных популяций [Абраменко и др., 1997, 1999; Абраменко, Кравченко, 1999; Абраменко, 2008].

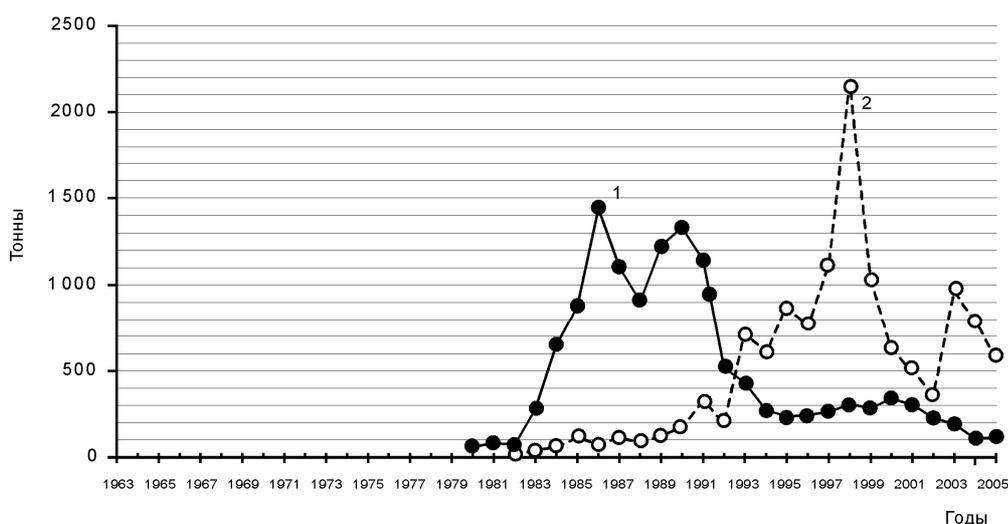
При доминировании двуполой формы серебряный карась получил

возможность размножаться и образовывать стабильные популяции в прудовых товарных и нерестово-выростных хозяйствах, занимающих только в Ростовской области около 20 тыс. га. На рис. 2 представлена сравнительная динамика биомассы серебряного карася за период 1964–2005

гг., выращиваемого в прудовых хозяйствах Азовского бассейна. Объемы вылова *C. a. gibelio* из рыбоводных хозяйств (рис. 2 а) существенно превосходят объемы его промыслового лова из естественных водоемов Азово-Донского и Азово-Кубанского участков (рис. 2 б).



а



- 1 —●— Нижний Дон и Таганрогский залив
2 —○— Нижняя Кубань, лиманы и Азовское море

б

Рис. 2. Динамика биомассы серебряного карася в искусственных и природных водоемах Азовского бассейна: а – прудовые товарные хозяйства; б – Азово-Донской и Азово-Кубанский участки.

Важно отметить, что пики максимального вылова серебряного карася из природных водоемов Азово-Донского бассейна и прудовых хозяйств Нижнего Дона в 1986 и 1990–1991 гг. практически совпадают. Можно заключить, что в течение нерестовой

миграции производители *C. a. gibelio* беспрепятственно попадают в прудовые хозяйства, затем размножаются и нагуливаются. А осенью большая часть поголовья, в виде сеголеток и половозрелых особей, опять попадает в естественные водоемы при спуске

прудов либо возвращается в реки из залитых водой неиспользуемых рыбоводных сооружений. Но определенная часть остается зимовать в иле и пополняет численность постоянно живущих в прудах и коллекторах локальных популяций этого подвида [Абраменко, 2003]. Наше мнение подтверждается данными рыбоводов-практиков. Так, при зачистке прудов самого большого в Ростовской области Новочеркасского рыбокомбината в 2008 г. было отловлено около 200 т только крупных производителей *C. a. gibelio* массой до 1.5 кг. А количество молоди серебряного карася, выпускавшееся только этим товарным хозяйством в природные водоемы Нижнего Дона, ежегодно составляло не менее 50–60 млн экземпляров [Чмырь, 2010].

Высокая неспецифическая резистентность серебряного карася к поллютантам антропогенного происхождения [Абраменко и др., 1998 б] также способствовала освоению этим подвигом новых биотопов и экологических ниш. Например, в рукаве дельты Дона – Мертвом Донце, куда попадает основная часть городских стоков Ростова-на-Дону и где многие виды рыб уже не размножаются, фоновым является *C. a. gibelio*. В конечном счете, указанные факторы обусловили наблюдавшуюся в 1980–1998 гг. вспышку численности серебряного карася в Азовском бассейне на фоне резкого падения численности основных промысловых видов – леща, судака, сазана, тарани и других. С 1984 г. на Азово-Донском и с 1993 г. на Азово-Кубанском участках серебряный карась по вылову прочно входит в первую тройку полупроходных промысловых рыб российской части Азовского бассейна [Абраменко и др., 2009].

Одновременно с увеличением численности произошло дальнейшее расширение ареала *C. a. gibelio* в связи нерестовыми и пищевыми миграциями собственно в Азовском море с выходом в черноморскую прибрежную зону

через Керченский пролив [Абраменко, 2000]. К настоящему времени серебряный карась постоянно встречается на всей протяженности российской шельфовой зоны Азовского моря. С 1987 г. *C. a. gibelio* отмечается и в центральных морских участках. Особи из азово-морских стад (локальных популяций?) серебряного карася связаны с пресной водой лишь на этапе размножения, заходя в реки, либо нерестятся в опресненных эстуарных, лиманных или прибрежных участках Азовского моря [Абраменко, Матишов, 2010]. Нагульные летне-осенние миграции *C. a. gibelio* наблюдаются по всей акватории Таганрогского и Темрюкского заливов. Распространение *C. a. gibelio* в прибрежных экосистемах восточной части Азовского моря на современном этапе представлено на рис. 1 б.

Официальный вылов серебряного карася в российской части Азовского моря (включая лиманы) в период 1996–2009 гг. колебался от 461.4 т (2002 г.) до 2666.6 т (1998 г.), составляя в среднем 889.2 т в год. А общий запас (численность популяции) серебряного карася в Азовском море, по данным Азовского НИИ рыбного хозяйства, составляет 10.5 млн особей с биомассой 3.5 тыс. т [Иванченко, Лукьянов, 2006]. Можно заключить, что в текущий 5-летний период серебряный карась уже является доминирующим компонентом прибрежных ихтиоценозов восточной части Азовского моря, заместив леща. Различные тактики увеличения ареала, численности и биомассы *C. a. gibelio* в прибрежных экосистемах Азовского моря рассмотрены на примерах Азово-Донского и Азово-Кубанского участков.

Азово-Донской участок

После многолетних весенних паводков р. Дон (1979–1981 гг.) в период 1980–1991 гг. в Азово-Донском бассейне наблюдалась вспышка численности *C. a. gibelio* и расширение его ареала за счет опресненных

прибрежных акваторий Таганрогского залива. Для нагула серебряный карась стал использовать восточную часть залива до изогалины 3–4‰ [Иванченко, Баландина, 1987]. По отчетным данным Азоврыбвод за период 1980–2002 гг., промысловые уловы *S. a. gibelio* в отдельные годы увеличивались в 22–23

раза, по сравнению с 1980 г. В 1983–2005 гг. доля промыслового вылова серебряного карася в Таганрогском заливе скачкообразно возрастала с 1.2% до 41.5% от общего ежегодного вылова этого подвида в Азово-Донском бассейне (рис. 3).

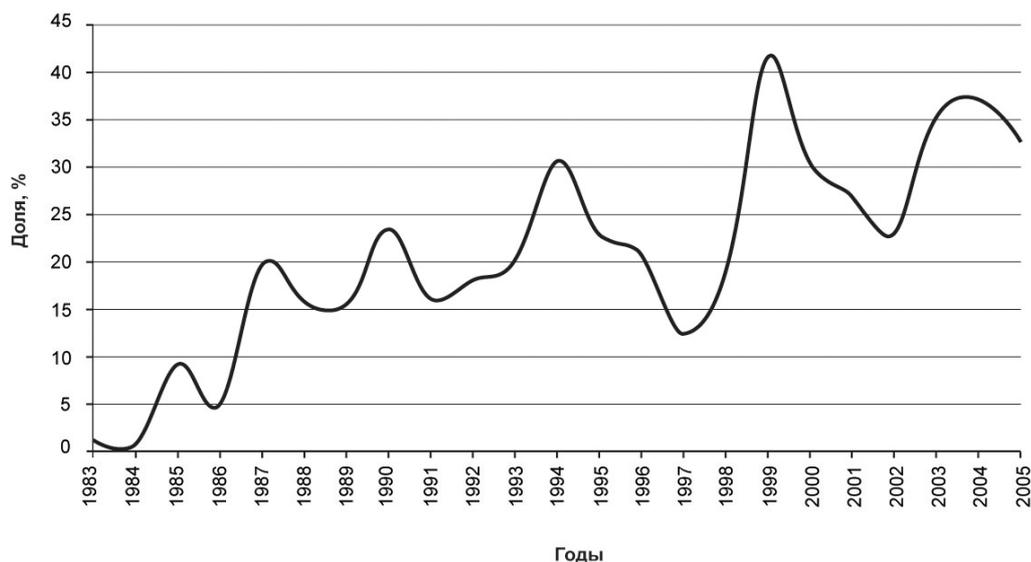


Рис. 3. Доля вылова серебряного карася в Таганрогском заливе от общего улова подвида в Азово-Донском бассейне.

То есть, как и на историческом этапе (на примере кубанских лиманов при их резком опреснении и увеличении площади), последовавшая вспышка численности *S. a. gibelio* с его выходом в прибрежную зону Азовского моря наблюдалась и в современный период. Но имелось принципиальное отличие. Благодаря доминированию бисексуальной формы *S. a. gibelio* получил возможность образовывать новые самовоспроизводящиеся локальные популяции на опресненных участках Азовского моря. На основе официальных данных (рис. 3), а также наших и других авторов [Гузенко, 2000] наблюдений за особенностями нерестового хода серебряного карася из эстуария в р. Дон (рис. 1 б) можно заключить, что на Азово-Донском участке базовая область обитания *S. a. gibelio* в настоящее время сместилась из донской дельты в опресненную часть

Таганрогского залива [Абраменко и др., 2009].

Сильно размножившийся серебряный карась, уже являющийся обычным компонентом ихтиофауны Азовского моря [Чихачев, 2001], представляет серьезную конкуренцию по пищевым ресурсам и, особенно, по «захвату» мест нереста ранее массовым видам – судаку, сазану и тарани. Благодаря многократности нереста (3–4 порции) и повышенной резистентности к газовому режиму и поллютантам *S. a. gibelio* активно осваивает мелющие и заиливающиеся эстуарные и лиманные нерестилища как Таганрогского залива, так и по всей протяженности прибрежной зоны восточной части Азовского моря. В современных условиях интенсивного перелоа гидробионтов данный подвид активно занимает новые биотопы, освобождаемые другими представителями ихтиофауны.

Наглядным примером является крупное прибрежное нерестилище судака и практически исчезнувшей солоноватоводной расы сазана в районе Беглицкой косы Таганрогского залива площадью 224 га и соленостью 0.3–0.5‰ [Абраменко, 2003]. Основным абиотическим фактором, обусловившим образование беглицкой популяции *S. a. gibelio*, явилась выемка земли в прибрежной полосе водоема для строительных нужд, нарушившая баланс грунтовых вод. Вследствие чего, с начала 1990-х гг. со стороны входа на нерестилище наблюдается нарастание песчаной косы. Прекращение свободного доступа и промывания морской водой репродуктивного участка обусловило заиливание акватории и быстрое развитие высшей подводной и надводной растительности. В настоящее время при западных сгонных ветрах в весенний период практически половина ложа водоема остается без воды. Только в наиболее глубокой части (до 3 м) еще остались немногочисленные песчаные участки, пригодные для нереста судака. Уже с начала лета данная акватория представляет собой сильно зарастающий водоем болотистого типа с низким содержанием кислорода.

Большинство биотопов Беглицкого нерестилища хорошо подходят для размножения *S. a. gibelio*, что наглядно подтверждается цифрами мелиоративных уловов. В 1994–1997 гг., средняя весовая доля вылова серебряного карася за период составила 72% при среднегодовом объеме 15147 кг, а судака – 28% при объеме 5880 кг. Если попытаться определить общее количество производителей *S. a. gibelio*, нерестящихся в Беглицком водоеме только в весенний период, то при средней массе доминирующих в уловах трехгодовиков 0.3 кг, численность составит 50490 особей. (Впоследствии они дают еще 1–2 нерестовые генерации в течение летнего периода.) При средней массе судака 1.5 кг, количество однократно нерестующих производи-

телей будет составлять 3920 особей. При этом, с учетом сгонных ветров и пересыхания водоема, нерест судака может вообще не состояться либо он будет неэффективным.

Возможно, мелиоративный отлов серебряного карася играет определенную роль в увеличении относительной численности приходящего на нерест судака. Но для личинок и молоди *Sander lucioperca* это не имеет существенного значения, поскольку создающиеся в начале лета условия гидрологического и гидрохимического режимов Беглицкого водоема явно не способствуют нормальному темпу их роста и свободному выходу в открытую часть Таганрогского залива. Напротив, для нагула личинок и молоди *S. a. gibelio*, представленных ежегодными тремя-четырьмя генерациями, летние условия этого нерестилища являются вполне подходящими.

Одним из негативных последствий резкого увеличения численности серебряного карася в Азово-Донском бассейне явилось вытеснение либо полное исчезновение близкородственного вида – золотого карася *Carassius carassius*, занимающего с *S. a. gibelio* одинаковые экологические и трофические ниши. До середины XX в. *Carassius carassius* был более распространен и многочислен чем *Carassius auratus gibelio* [Абраменко, 2001]. Встречаемость *S. carassius* и *S. a. gibelio* в пойменных водоемах в районе г. Ростова-на-Дону до середины 1970-х гг. была примерно одинаковой. В начале 1980-х гг. *S. carassius* уже исчез из этих акваторий. В низовьях, дельте Дона, устье р. Ея и азовских лиманах *S. carassius* в текущий период представлен малочисленными островными популяциями [Витковский, 2000; Абраменко, 2003; Лужняк, Калинина, 2004]. Такая же картина встречаемости *S. carassius* наблюдается в Цимлянском водохранилище и бассейне Верхнего Дона в пределах Ростовской области [Абраменко, 2003]. Аналогичные процессы наблюдаются в водоемах

Чехии [Luskova et al., 2010] и других акваториях Понто-Каспийского региона и Сибири [Подушка, 2004]. Можно заключить, что общая тенденция вытеснения золотого карася *C. carassius* в Азовском бассейне будет продолжаться в связи с пищевой и репродуктивной конкуренцией с *C. a. gibelio* [Абраменко и др., 2009]. Имеется ряд биологических причин, обусловивших данную ситуацию:

1. В результате трансформации генетической структуры с появлением многочисленных конспецифичных самцов у *C. a. gibelio* отпала биологическая необходимость в самцах *C. carassius*, являвшихся одним из основных половых партнеров при размножении ранее доминировавшей гиногенетической формы.
2. По сравнению с золотым карасем *C. carassius*, у серебряного карася *C. a. gibelio* лучше развит цедильный аппарат и более широкий пищевой спектр.
3. Устойчивость к дефициту кислорода у *C. a. gibelio* выше, чем у *C. carassius*.

Аналогичная картина наблюдается в отношении резкого падения численности сазана *Cyprinus carpio* в лиманных и прибрежных ихтиоценозах Азовского моря. С начала 1990-х гг. и до настоящего времени наблюдается избирательный браконьерский вылов азово-донского сазана из-за его высокой рыночной стоимости. Но также имеет место острая пищевая конкуренция между сазаном и уже многочисленным серебряным карасем, занимающими в текущий период одни экологические и трофические ниши [Абраменко, 2003].

По результатам исследований в 2009–2010 гг. эстуарной популяции *C. a. gibelio*, проводящей зимовку и нагул в Таганрогском заливе и размножающейся в дельте Дона [Абраменко, Матишов, 2010], наблюдается тенденция количественной недостаточности конспецифичных самцов (10–20%) в нерестовых стаях с появлением интерсексов (функциональных самцов)

в результате естественной инверсии пола генотипических самок. В текущий период концентрация поллютантов в Азовском море находится в пределах допустимых значений [Матишов и др., 2003]. Увеличение доли самок в промысловых уловах серебряного карася в Азовском море с 2005 г. отмечается и другими авторами [Иванченко, Лукьянов, 2006]. Ранее, в 1997–2000 гг. встречаемость самцов в эстуарной донской и беглицкой локальных популяциях *C. a. gibelio* составляла в среднем 33.8% [Абраменко и др., 2004б].

Увеличение доли самок в нерестовых стаях эстуарной популяции серебряного карася может свидетельствовать о начавшемся превалировании однополо-женского способа репродукции как адаптивной реакции видовой биологической программы, при которой долговременные преимущества комбинативного полового размножения компенсируются быстро реализуемым преимуществом по самкам при гиногенетическом размножении [Williams, 1975; Мэйнард Смит, 1981]. Наблюдаемый процесс связан с саморегуляцией численности, предотвращающей данный подвид с высоким репродуктивным потенциалом от биологического вырождения в тугорослую карликовую морфу *humilis*. В периоды размножения смешанной однополо-двуполой популяции *C. a. gibelio* при увеличении в нерестовых группах доли гиногенетических самок репродуктивный успех последних будет регулироваться обратной отрицательной связью посредством частотно-зависимого механизма [Vrijenhoek, 1994]. То есть, чем больше в нерестовых группах гиногенетических самок, конкурирующих за сперму самцов с самками двуполой формы, тем ниже их репродуктивный успех. Но в процессе репродуктивной конкуренции также снижается относительная численность и бисексуальной формы.

Азово-Кубанский участок

В отличие от Азово-Донского бассейна, вспышка численности *S. a. gibelio* стала наблюдаться лишь с 1993 г., а настоящий «взрыв» произошел в 1997–1998 гг. [Абраменко и др., 2009]. По отчетным данным Кубанрыбвод за период 1989–2002 гг., промысловые уловы этого подвида в отдельные годы увеличивались в 18 раз по сравнению с 1989 г. Основная масса серебряного карася была отловлена в лиманах – преимущественно Ахтарско-Гривенских и Центральной группы.

За последние 40 лет видовое разнообразие ихтиофауны кубанских лиманов [Троицкий, Цунникова, 1988] по многим причинам сократилось на 38%. Из 62 видов рыб 23 уже не обнаруживаются. Наибольшее влияние на изменение видового состава гидробионтов оказало снижение речного стока Кубани, увеличение

водоснабжения лиманов до 70–80% с рисовых полей, а также антропогенное загрязнение водоемов [Цунникова, 1997; Цунникова, Попова, 2002]. Наглядным примером современного экологического состояния лиманов Центральной группы является ранее один из наиболее продуктивных Курчанский лиман площадью 5000 га (рис. 4), в котором очень быстро растет численность *S. a. gibelio*. В результате длительного загрязнения водоема стоками с рисовых полей в 1993–1994 гг. в донных осадках было обнаружено большое количество ядохимикатов и тяжелых металлов. В водной толще также была установлена превышающая ПДК концентрация нефтепродуктов, фенолов, меди и ртути [Цунникова и др., 1999]. Вероятней всего, антропогенное загрязнение лимана явилось основным фактором, обусловившим его быстрое освоение токсикорезистентным серебряным карасем.



Рис. 4. Нерестовые миграции *Carassius auratus gibelio* из Азовского в Черное море.

* Стрелками указаны направления нерестовых миграций

В текущий период Курчанский лиман представляет собой базовый участок обитания изученной нами локальной популяции *S. a. gibelio*, где он является основным промысловым

видом (в среднем 87.9% от общего вылова). Курчанская популяция *S. a. gibelio* (с преваляцией диплоидной формы) в различные периоды жизненного цикла использует

экологически различные водоемы: собственно Темрюкский залив и осолоненный Курчанский лиман. Зимовка серебряного карася при очень высокой численности и плотности косяков (до 40 т на один замет 1200-метрового закидного невода) проходит в лиманной экосистеме. Младшие возрастные группы (1–2 года) нерестятся и нагуливаются в Курчанском лимане. Часть стада рыб старших возрастных групп (3–6 годовики) после зимовки выходит из Курчанского лимана и нерестится в опресненном прибрежном участке Темрюкского залива в районе Вербяной косы. А затем нагуливается в водах Темрюкского залива (рис. 4). Другая часть стада старших возрастных групп *C. a. gibelio* может совершать анадромные нерестовые миграции по основному руслу и дельтовым рукавам Кубани на расстояние 40–50 км до Тиховского гидроузла (рис. 1 б), а затем скатывается на нагул в Темрюкский залив. В годы вспышки численности (как в 1998 г.) стада *C. a. gibelio* при благоприятной гидрологической обстановке совершают протяженные нерестовые миграции через Керченский пролив вдоль прибрежной черноморской зоны Таманского полуострова (рис. 4).

По данным фаунистических исследований 1984–1998 гг. *Carassius auratus gibelio* является компонентом ихтиофауны черноморских горных рек с изолированным стоком, расположенных между Анапой и Адлерским районом г. Сочи [Лужняк, Чихачев, 2000; Лужняк, 2003]. Ранее в этих реках *C. a. gibelio* не отмечался [Крыжановский, Троицкий, 1954]. Одной из причин появления *C. a. gibelio* в низовьях горных рек являются установленные нами в 1998–1999 гг. нерестовые миграции этого подвида из Азовского моря в Черное через Керченский пролив. Отобранные из ставных неводов серебряные караси относились к диплоидной бисексуальной форме, «способной» образовывать новые

популяции в горных реках, заходя в них в период весеннего паводка [Абраменко, 2000]. Важно отметить, что на участке между Анапой и Новороссийском локальные популяции *C. a. gibelio* из рек и озера Абрау представлены двуполой формой [Лужняк, Чихачев, 2000]. Наше объяснение также подтверждается результатами промысла. По отчетным данным Кубанрыбвод, в 1993 г. в Таманском заливе и в 2000 г. на черноморских прибрежных участках Таманского полуострова из ставных неводов было отловлено по 0.1 т серебряного карася. По отчетным данным АзЧеррыбвод, в 2002–2004 гг. на тех же черноморских участках было отловлено по 0.3–0.5 т *C. a. gibelio*. Поскольку ставные невода являются пассивными орудиями лова, можно заключить, что мигрирующего серебряного карася было значительно больше.

Таким образом, просматривается еще одна тенденция дальнейшего увеличения ареала *C. a. gibelio* в Азово-Черноморском бассейне за счет речных участков черноморского побережья Северного Кавказа во время длительных нерестовых миграций из Азовского моря. Также возможна постепенная экспансия при наличии небольших расстояний между устьевыми участками черноморских рек [Абраменко, 2003]. Представленные данные подтверждают возможность расселения некоторых пресноводных карповых рыб через морские участки за исторически мгновенные отрезки в период вспышки численности вида.

Выводы и рекомендации

В настоящий период популяции *Carassius auratus gibelio* Азовского бассейна представлены диплоидно-триплоидным комплексом бисексуальной и гиногенетической форм. В зависимости от условий среды эврибионтный серебряный карась проявляет высокую адаптивную пластичность, выражаемую в различных

типах размножения, изменении цикличности гаметогенеза, протяженных по времени и расстоянию нерестовых и нагульных миграциях, возрастной структуре, темпе роста, форме тела. Однако неизменное увеличение плотности популяций на традиционных или вновь осваиваемых *C. a. gibelio* биотопах, в конечном счете, приведет к острой внутривидовой пищевой конкуренции и снижению темпа роста с ускоренным наступлением половой зрелости. При практическом отсутствии влияния со стороны естественных пищевых конкурентов и специализированных хищников – щуки и сома.

И тогда могут возникнуть автоматические колебания численности двуполой и гиногенетической форм, поддерживающие общую численность генеральной популяции *C. a. gibelio* Азовского бассейна на уровне, соответствующем размеру экологической ниши и пищевым ресурсам. Но при такой ситуации другие виды рыб могут быть вытеснены из многих ихтиоценозов, поскольку однополый двуполой комплекс *Carassius auratus gibelio* является самодостаточной эколого-генетической системой.

Возникает естественный вопрос: как можно исправить сложившуюся ситуацию? В теории ответ достаточно прозрачен, и основные закономерности функционирования природных популяций *C. a. gibelio* Азовского бассейна на историческом этапе представлены в настоящей статье. Согласно математической модели переход популяций *C. a. gibelio* из Состояния А (триплоидная гиногенетическая форма) к Состоянию Б (диплоидная бисексуальная форма) является обратимым процессом [Абраменко и др., 2004а]. В результате эколого-цитогенетических изменений и «обеднения» видовой структуры ихтиоценозов Азовского бассейна, гиногенетические самки *C. a. gibelio* в текущий период зависимы в размножении от самцов своего подвида. А численность данной формы

регулируется репродуктивными поведенческими частотно-зависимыми механизмами [Абраменко, 2008].

При восстановлении численности ранее основных компонентов ихтиоценозов Азовского бассейна – леща *Abramis brama*, сазана *Cyprinus carpio*, судака *Sander lucioperca* и тарани *Rutilus rutilus*, являющихся (кроме судака) половыми партнерами при размножении однополо-женской формы *C. a. gibelio*, распределение бисексуальных и гиногенетических популяций может быть пространственно разделенным. В дальнейшем при стабильном функционировании водных экосистем Азовского бассейна благодаря двукратному преимуществу по самкам и более экономному использованию пищевых ресурсов (без конспецифичных самцов) однополо-женские популяции *C. a. gibelio* могут вытеснить бисексуальные. При этом будет восстановлена репродуктивная зависимость гиногенетической формы *C. a. gibelio* от численности родственных видов карповых рыб, как на историческом этапе. Но на практике это потребует длительного периода гражданского взаимопонимания и колоссальных затрат.

Благодарности

Автор благодарит к. б. н. В.А. Демченко (Мелитопольский педагогический университет, Украина) за предоставленную в процессе обмена научную информацию.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Мировой океан», № Гос. регистрации 01200900157, шифр 2008-МО-2-03-02.

Литература

Абдурахманов Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 404 с.

Абраменко М.И. Динамика генетической структуры в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch

- в нижнем течении реки Дон // Генетика. 1994. Т. 30 (приложение). С. 3.
- Абраменко М.И. Обнаружение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на российском участке Черного моря // Доклады РАН. 2000. Т. 374. № 3. С. 415–418.
- Абраменко М.И. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе // В кн.: Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 152–173.
- Абраменко М.И. Эколого-генетические закономерности вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Азовском море и других бассейнах Понто-Каспийского региона // В кн.: Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. Т. V. С. 276–380.
- Абраменко М.И. Размерная характеристика и пloidность овулировавшей икры диплоидных и триплоидных самок серебряного карася из Азовского бассейна // В кн.: Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005а. Т. VII. С. 218–251.
- Абраменко М.И. Этологические механизмы доминирования диплоидной бисексуальной формы в популяциях серебряного карася Азовского бассейна // В сб.: Современные технологии мониторинга и освоения природных ресурсов южных морей России / Под ред. Г.Г. Матишова. Матер. межд. семинара. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2005б. С. 6–8.
- Абраменко М.И. Эволюция сексуальной мимикрии в однополо-двуполых комплексах серебряного карася Азовского бассейна // В кн.: Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2007. С. 180–190.
- Абраменко М.И. Закономерности функционирования популяций однополо-двуполых комплексов серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) Азовского бассейна: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Астрахань, 2008. 49 с.
- Абраменко М.И. Динамика генетической структуры и промысловых уловов серебряного карася на Цимлянском водохранилище (р. Дон) // Рыбное хозяйство. 2009. Вып. 66. С. 16–20.
- Абраменко М.И., Кравченко О.В. Динамика численности, изменение ареала обитания и возможные цитогенетические аспекты эврибионтности серебряного карася в Азово-Донском бассейне // В кн.: Современное развитие эстуарных экосистем на примере Азовского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 200–203.
- Абраменко М.И., Матишов Г.Г. Обнаружение интерсексов у серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) из эстуарной популяции // Вестник Южного научного центра РАН. 2010. Т. 6, № 4. С. 68–75.
- Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне Нижнего Дона // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 1. С. 62–67.
- Абраменко М.И., Полтавцева Т.Г., Васецкий С.Г. Обнаружение триплоидных самцов в нижнедонских популяциях серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Доклады РАН. 1998а. Т. 363, № 3. С. 415–418.
- Абраменко М.И., Предеина Л.М., Хоружая Т.А., Надтока Е.В. Изучение сравнительной выживаемости у серебряного карася и других видов карповых и окуневых рыб при комбинированном воздействии тяжелых металлов и хлорорганических соединений в различных температурных

- режимах // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (1996–1997 гг.). Ростов-на-Дону: АЗНИИРХ, 1998б. С. 461–472.
- Абраменко М.И., Махоткин М.А., Никитин А.А. Определение размерно-возрастной и генетической структуры чисто морской популяции серебряного карася из Таганрогского залива Азовского моря // В сб.: Биосфера и человек. Матер. межд. научно-практ. конференции. Майкоп: АГУ, 1999. С. 79–82.
- Абраменко М.И., Бердников С.В., Кравченко О.Ю. Модельная оценка современной генетической структуры в популяциях однополо-двуполого комплекса серебряного карася Азовского бассейна // В кн.: Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004а. Т. VI. С. 317–329.
- Абраменко М.И., Надтока Е.В., Махоткин М.А., Кравченко О.В., Полтавцева Т.Г. Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. 2004б. Т. 35, № 5. С. 375–386.
- Абраменко М.И., Балыкин П.А., Лужняк В.А., Старцев А.В. Вспышка численности серебряного карася в Азовском бассейне и состояние нижеволжской популяции // В кн.: Ихтиофауна Азово-Донского и Волго-Каспийского бассейнов и методы ее сохранения / Под ред. Г.Г. Матишова. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2009. С. 79–105.
- Аверкиев Ф.В. Современное состояние рыбной промышленности Азовско-Черноморского бассейна // Работы Доно-Кубанской научной рыбохозяйственной станции. Ростов-на-Дону: Росвездиздат, 1941. Вып. 8. С. 3–62.
- Александров А.И., Есипов В.К., Аверкиев Ф.В. Материалы по описанию дельты р. Кубани и перспективы рыбохозяйственной мелиорации ее (с одной картой) // Труды Азовско-Черноморской научной рыбохозяйственной станции. Ростов-Дон, 1930. Вып. 7. С. 3–130.
- Астанин Л.П., Подгорный М.И. Сравнительно-морфологический анализ двух видов карасей *Carassius carassius* L. и *Carassius auratus gibelio* Bloch из Ново-Марьевской системы лиманов Ставропольского края // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, №3. С. 447–459.
- Багирова Ш.М., Кулиев З.М., Аскерова Х.М. Морфобиологическая характеристика карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в водоемах Азербайджана // Изв. Академии наук Азербайджана. 1990. Сер. 2. Биол. науки. №1. С. 57–64.
- Барач Г.П. Рыбы Армении // Труды Севанской гидробиологической станции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 6. С. 5–70.
- Белінг Д., Гіммельрейх К. Риби рр. Берди і Обіточної // Доповіді Академії наук УРСР. 1940. № 10. С. 3–6.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской Империи. Москва, 1916. 563 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: ВНИОРХ, 1932. Ч. 1. С. 1–543.
- Бессонов О.А., Белова С.Л., Водолазкин Д.И. и др. Биогеохимический цикл тяжелых металлов в экосистеме Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: РГУ, 1991. 112 с.
- Богорад Б.В. Рыбы и рыбохозяйственное использование водоемов Хоперского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 13 с.
- Болтачев А.Р., Данилюк О.Н. Предварительный обзор ихтиофауны Казантипского природного заповедника // Труды Никитского ботанического сада – Национального научного центра. 2006. Т. 126. С. 247–257.
- Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Известия ГосНИОРХ. Л., 1963. Т. 53. С. 5–317.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.

- Витковский А.З. Современное состояние ихтиофауны водохранилищ Манычского каскада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2000. 24 с.
- Головинская К.А. Размножение и наследственность у серебряного карася // Труды ВНИИПРХ. М.: Пищепромиздат, 1954. Т. 7. С. 34–57.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д. (при участии Мусселиус В.А.) Исследования по гиногенезу у серебряного карася // Труды ВНИИПРХ. М., 1947. Вып. 4. С. 73–113.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, № 4. С. 614–629.
- Гузенко А. Серебряный бум // Рыболов. 2000. № 3. С. 6–8.
- Дадибян М.Г. Рыбы Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1986. 245 с.
- Демченко В.А. Роль Северо-Крымского канала в формировании ихтиофауны Восточного Сиваша // В сб.: Проблемы и решения в современном рыбном хозяйстве на Азовском бассейне. Матер. научно-практ. конференции. Мариуполь, 2005. С. 22–25.
- Державин А.Н. Каталог пресноводных рыб Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1949. 47 с.
- Дерипаско О.А., Изергин Л.В., Яновский Э.Г., Демьяненко К.В. Определитель рыб Азовского моря. Бердянск, 2001. 107 с.
- Дмитриева Е.Н. Морфо-экологический анализ двух видов карася // Труды Института морфологии животных АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 16. С. 102–170.
- Домбровский В. Разведение серебряного карася в Белоруссии // Рыбоводство и рыболовство. 1963. № 4. С. 18–20.
- Домбровский В.К. Морфобиологическая характеристика серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch), разводимого в водоемах Белорусской ССР // Труды БелНИИРХ. М.: Пищевая промышленность, 1964а. Т. 5. С. 62–75.
- Домбровский В.К. Пищевые взаимоотношения карпа и серебряного карася при совместном выращивании в прудах // В сб.: Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск: Наука и техника, 1964б. С. 105–113.
- Замбриборщ Ф.С., Хаммуд Н.Х. Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch) из низовьев рек северо-западной части Черного моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, № 1. С. 160–165.
- Иванова Н.Т. Биология серебряного карася Веселовского водохранилища: Диссертация ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 1953. 167 с.
- Иванова Н.Т. Биология и рыбохозяйственное значение серебряного карася Веселовского водохранилища // Труды НИИ Биологии Ростовского госуниверситета. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1955. Т. 29, вып. 2. С. 83–101.
- Иванченко И.Н., Баландина Л.Г. Серебряный карась в водоемах Азовского бассейна // В сб.: Современное состояние и перспективы рационального использования и охраны рыбного хозяйства в бассейне Азовского моря. Матер. Всес. конф. М., 1987. С. 61–63.
- Иванченко И.Н., Лукьянов С.В. Интенсификация лова серебряного карася как резервного объекта промысла в бассейне Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2004–2005 гг.). Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2006. С. 215–219.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Книпович Н.М. Определитель рыб Черного и Азовского морей. М.: Главрыба, 1923. 130 с.
- Книпович Н.М. Работы Азовской научно-промысловой экспедиции в 1922–1924 гг. // Труды Азовско-

- Черноморской научно-промысловой Экспедиции. Керчь, 1926. Вып. 1. С. 3–51.
- Книпович Н.М. Работы Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции в 1925–1926 гг. // Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой Экспедиции. Л.: Изд-во Наркозема, 1927. Вып. 2. С. 5–84.
- Кравченко О.В. Хромосомная мозаичность в соматических клетках у серебряного и золотого карасей (*Pisces: Cyprinidae*) // В сб.: II съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Матер. съезда. СПб.: СПбГУ, 2000. Т. 1. С. 237–238.
- Круглова В.М. Веселовское водохранилище. Ростов-на-Дону: РГУ, 1962. 116 с.
- Крыжановский С.Г., Троицкий С.К. Материалы об ихтиофауне рек Черноморского побережья (в пределах Краснодарского края) // Вопр. ихтиол. 1954. Вып. 2. С. 144–150.
- Лошаков А.С. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, № 2. С. 235–242.
- Лужняк В.А. Ихтиофауна рек и лиманов Черноморского побережья России // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43, № 4. С. 457–463.
- Лужняк В.А., Чихачев А.С. Видовой состав ихтиофауны водоемов Черноморского побережья России // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (1998–1999 гг.). Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2000. С. 73–84.
- Лужняк В.А., Калинина С.С. Результаты изучения ихтиофауны дельты Нижнего Дона // В кн.: Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. Т. VI. С. 192–198.
- Ляхнович В. Серебряный карась в прудах Белоруссии // Рыбоводство и рыболовство. 1963. № 1. С. 23–24.
- Макаров Э.В., Семенов А.Д. Экологические аспекты проблемы развития рыбного хозяйства в Азовском бассейне // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1996. С. 6–20.
- Макаров Э.В., Аведикова К.М., Студеникина Е.Н. Изменение сырьевых ресурсов Азовского бассейна под влиянием антропогенных факторов и меры по повышению его рыбопродуктивности // В сб.: Рациональное использование и охрана природных ресурсов бассейна Черного и Азовского морей / Под ред. Э.В. Макарова. Матер. научной конференции. Ростов-на-Дону, 1988. С. 55–59.
- Маркевич О.П., Короткий И.И. Визначник прісноводних риб УРСР. Киев: Радянська школа, 1954. 208 с.
- Матишов Г.Г., Абраменко М.И., Гаргопа Ю.М., Буфетова М.В. Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. Т. V. 441 с.
- Мельников Г.Б., Чаплина И.А. Гидробиологическая и рыбохозяйственная характеристика малых рек Северного Приазовья в связи с современным их состоянием // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 336–345.
- Митяй И.С., Демченко В.А., Бровченко Н.Т. Динамика ихтиофауны Молочного лимана во второй половине XX столетия // Экология моря. 2001. № 55. С. 33–37.
- Мэйнард Смит Д. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Недошивин А.Я. Материалы по изучению Донского рыболовства // Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой Экспедиции. Москва, 1929. Вып. 4. С. 3–149.
- Нуриев Х.Н. Акклиматизированные рыбы водоемов бассейна р. Зеравшана. Ташкент: ФАН, 1985. 102 с.
- Очинская Е.И., Астаурова Н.Б. Сравнение поведения серебряных

- карасей разной ploидности // Журн. высшей нервной деятельности. 1974. Т. 24, вып. 5. С. 1042–1047.
- Пипоян С.Х., Рухкян Р.Г. Размножение и развитие серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в водоемах Армении // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 3. С. 353–358.
- Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2004. Вып. 8. С. 5–15.
- Ромашов Д.Д., Головинская К.А. Гиногенез и отдаленная гибридизация у рыб // В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных: (Вопросы плодоводства, лесоводства и животноводства). М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 496–510.
- Степанова Н.А. О некоторых результатах интродукции серебряного карася в Катта-Курганское водохранилище // Доклады АН УзССР. 1955. № 4. С. 47–50.
- Суховерхов Ф.М. Биологические особенности размножения и развития серебряного карася // Агробиология. 1950. № 4. С. 87–93.
- Суховерхов Ф.М. Создание новой породы серебряного карася для прудового рыбоводства // Советская зоотехния. 1951а. № 3. С. 83–89.
- Суховерхов Ф.М. Хозяйственное значение серебряного карася в прудовом рыбоводстве // Рыбное хозяйство. 1951б. № 4. С. 36–37.
- Суховерхов Ф.М. Изменение природы рыб и повышение рыбопродуктивности прудов // Агробиология. 1960. № 2. С. 271–278.
- Сыроватский И.Я. Проблемы Манычей и рыбное хозяйство // Работы Доно-Кубанской научной рыбохоз. станции. Ростов-на-Дону: Росвездиздат, 1941. Вып. 7. С. 3–65.
- Сыроватский И.Я. Опыт направленного формирования рыбного населения Веселовского водохранилища // Агробиология. 1951. № 2. С. 53–62.
- Сыроватский И.Я. Влияние осолонения на размножение пресноводных и полупроходных рыб в Веселовском водохранилище // Зоологический журнал 1955. Т. 34, вып. 4. С. 850–860.
- Троицкий С.К. Новое в ихтиофауне р. Кубани // Природа. 1941а. № 1. С. 79–80.
- Троицкий С.К. Центральные лиманы дельты р. Кубани и их рыбохозяйственная мелиорация // Работы Доно-Кубанской научной рыбохозяйственной станции. Ростов-на-Дону: Росвездиздат, 1941б. Вып. 7. С. 66–107.
- Троицкий С.К. Рыбы Краснодарского края. Краснодар: Краевое изд-во, 1948. 83 с.
- Троицкий С.К. Кубанские лиманы. Краснодар, 1958. 54 с.
- Троицкий С.К. Прочие рыбы // В кн.: Ресурсы живой фауны. Ростов-на-Дону: РГУ, 1980. С. 176–188.
- Троицкий С.К., Цунникова Е.П. Рыбы бассейнов Нижнего Дона и Кубани: Руководство по определению видов. Ростов-на-Дону: Кн. изд-во, 1988. 112 с.
- Цунникова Е.П. Изменения в составе ихтиофауны Азово-Кубанских лиманов за последние 40 лет // В сб.: Первый конгресс ихтиологов России. Матер. конгресса. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 28.
- Цунникова Е.П., Попова Т.М. Дельта р. Кубань. Рыбохозяйственное использование Азово-Кубанских лиманов // Рыбное хозяйство. 2002. № 5. С. 46–47.
- Цунникова Е., Попова Т., Реков Ю. и др. Рыбные запасы Курчанского лимана // Рыбное хозяйство. 1999. № 5. С. 44–45.
- Черфас Н.Б. Естественная триплоидия у самок однополрой формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Генетика. 1966. Т. 2, № 5. С. 16–24.
- Черфас Н.Б. Гиногенез у рыб // В кн.: В.С. Кирпичников. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. Гл. 7. С. 309–335.
- Чихачев А.С. Видовой состав и современный статус ихтиофауны прибрежных акваторий России Азовского и Черного морей // В кн.:

- Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 135–151.
- Чмырь Ю.Н. Серебряный карась в прудах Новочеркасского рыбокомбината // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2010. Вып. 16. С. 32–33.
- Щетинина Л.А. О размножении серебряного карася в Веселовском водохранилище // Зоологический журнал. 1956. Т. 35, вып. 10. С. 1517–1521.
- Эланидзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 320 с.
- Cuellar O. Animal parthenogenesis // Science. 1977. V. 197, № 4306. P. 837–843.
- Fan Z., Shen J. Studies on the evolution of bisexual reproduction in crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Aquaculture. 1990. V. 84, № 3–4. P. 235–244.
- Fan L.C., Yang S.T., Gui J.F. Differential screening and characterization analysis of the egg envelope glycoprotein ZP3 cDNAs between gynogenetic and gonochoristic crucian carp // Cell Research. 2001. V. 11, № 1. P. 17–27.
- Feng Zhang, Oshiro T., Takashima F. Chromosome synapsis and recombination during meiotic division in gynogenetic triploid ginbuna, *Carassius auratus langsdorfii* // Japanese Journ. Ichthyol. 1992. V. 39, № 2. P. 151–155.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford University press, 1930.
- Hakoyama H., Iguchi K. Male mate choice in the gynogenetic-sexual complex of crucian carp, *Carassius auratus* // Acta Ethol. 2002. V. 4, № 2. P. 85–90.
- Holčík J. Possible reason for the expansion of *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Cyprinidae) in the Danube River basin // Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. 1980. Bd. 65, № 5. S. 673–679.
- Luskova V., Lusk S., Halačka K., Vetešnik L. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech republic // Russian journal of biological invasions. 2010. № 2. P. 24–28.
- McKay F.E. Behavioral aspects of population dynamics in unisexual-bisexual *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae) // Ecology. 1971. V. 52, № 5. P. 778–790.
- Vrijenhoek R.C. Unisexual fish: model systems for studying ecology and evolution // Annual Rev. Ecol. Syst. 1994. V. 25. P. 71–96.
- Williams G.C. Sex and evolution. Princenton University Press, 1975.
- Zhou Li, Wang Yang, Gui Jian-Fang Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays // Journ. Molec. Evol. 2000. V. 51, № 5. P. 498–506.

ADAPTIVE MECHANISMS OF DISTRIBUTION AND QUANTITY DYNAMICS OF *CARASSIUS AURATUS GIBELIO* IN THE PONTO-CASPIAN REGION (ON EXAMPLE OF THE AZOV BASIN)

© 2011 Abramenko M.I.

South Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Rostov-on-Don 344006, Chekhov av. 41, e-mail: mabramenko@mail.ru

Historically, since the beginning of the XX till the beginning of XXI centuries an attempt was made to isolate the major adaptive mechanisms that determine the distribution and quantity dynamics of the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) in the Ponto-Caspian region at various stages of freshwater and coastal marine ecosystems functioning by the example of the Azov basin. Including the introduction of *C. a. gibelio* from the Amur River basin into the natural reservoirs of the region, as well as the rapid development of pond fish farming with penetration of the silver crucian carp as an additional facility for aquaculture. Until the mid of the XX century *C. a. gibelio* was small in quantity component of freshwater and firth fish communities of the Azov basin. Its populations were represented by the gynogenetic form. At the present stage due to the transformation of the genetic structure and domination of *C. a. gibelio* bisexual form dependence that governed the reproduction of previously prevalent unisexual-female form through direct communication with the number and spawning timing of males of related cyprinid species, has disappeared. In the period of 1980–1998 the quantity outbreak and area spreading of *C. a. gibelio* in the Azov basin due freshened waters of Taganrog and Temryuk bays of the Sea of Azov had observed. Due to multiple spawning, a broad food spectrum and high resistance to pollutants silver crucian carp assimilates actively into new habitats, being vacated by the previously major components of the fish community of the Azov basin. In the present period silver crucian carp by catch firmly entered the top of commercial semi-freshwater fishes of Russian part of the Azov basin. During the quantity outbreak periods the *C. a. gibelio* shoals, inhabiting the Temryuk bay, under favorable hydrological conditions perform extensive spawning migrations through the Kerch Strait along the Black Sea coastal zone of Taman Peninsula.

Key words: silver crucian carp, fish community, introduction, fish farming, genetic structure, quantity dynamics, population, area.